第 38 卷第 9 期 2018 年 5 月
生　态　学　报
ACTA ECOLOGICA SINICA
Vol.38,No.9 May,2018

DOI: 10.5846/stxb201709071618
任丽媛,李宗善,王晓春,石松林,顾卓欣,杨婧雯.黄土高原多年生草本根部年轮特征.生态学报,2018,38(9):3195-3207.
Ren L Y, Li Z S, Wang X C, Shi S L, Gu Z X, Yang J W.Growth increment patterns in roots of perennial forbs in the Loess Plateau, China.Acta Ecologica Sinica,2018,38(9):3195-3207.

黄土高原多年生草本根部年轮特征

任丽媛[1,2],李宗善[2,*],王晓春[1],石松林[2],顾卓欣[1],杨婧雯[1]
1 东北林业大学林学院, 哈尔滨　150040
2 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京　100085

摘要:多年生草本年轮资料是反映草本物种生长状态的重要指标,已被应用于草本物种年际生长动态特征、生活史策略及气候响应敏感性研究当中,然而这方面研究在黄土高原还未引起足够的重视。在黄土高原不同地点采集了 16 种多年生草本物种的根部年轮样品,通过根部解剖结构识别年轮结构,并分析了这些物种的年轮宽度和导管大小随年龄的变化趋势特征。研究结果表明调查样品中共有 14 个草本物种(87.5%)具有清晰可识别的年轮结构,平均年龄为 7 年左右;草本年轮宽度随年龄均有不断减小的趋势,这主要是由于随年龄不断增强的水分胁迫导致的。自然草本物种导管直径(导水能力)随年龄有不断变大的趋势,生长具有可持续性;人工草本物种导水能力随年龄有不断减弱趋势,生长趋于衰退;而分布于黄土高原北缘至半荒漠地区的二色补血草导水能力则随年龄有先上升后下降的趋势,表现出输水效率和安全的权衡策略。本研究阐述了黄土高原多年生草本的年轮学价值和对胁迫生境条件下的生活史策略,能为黄土高原草地植被的生态恢复提供科学依据。

关键词:多年生草本;根部解剖;年轮特征;生活史策略;黄土高原

Growth increment patterns in roots of perennial forbs in the Loess Plateau, China

REN Liyuan[1,2], LI Zongshan[2,*], WANG Xiaochun[1], SHI Songlin[2], GU Zhuoxin[1], YANG Jingwen[1]
1 *College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin* 150040, *China*
2 *State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100085, *China*

Abstract: Recent studies have demonstrated that many forb species in temperate zones develop growth rings in the roots that represent annual growth increments, which are likely to reflect the variations in growth conditions, life history strategies, and climate response sensitivity of the species. However, there are few studies related to growth rings for herbaceous species in the Loess Plateau of China. Our objective was to analyze herb-chronological data from herbaceous vegetation in the Loess Plateau to determine the annual growth variation and life history strategies of perennial forb species under water shortage conditions. In our research, the main roots of 16 perennial forb species at 13 sample sites in the Loess Plateau were collected. Cross-sections (10—15 μm thick) were produced from the proximal end of sampled roots using a sledge microtome. Annual growth rings in the main roots were identified and measured by differentiating between earlywood and latewood in the secondary xylem. Maximum xylem diameter, an indication of hydraulic conductance efficiency, was also measured under a microscope. The changing trends in annual growth rings and maximum xylem diameters with increasing age were identified. The results indicated that most of the forb species (87.5%, 14 species) in the Loess Plateau showed clearly demarcated growth rings in the root xylem that were most likely annual rings. The age distribution in the whole

基金项目:十三五国家重点研发计划(2016YFC0501602);国家自然科学基金项目(41571503);中国科学院科技网络服务计划(STS)项目(KFJ-STS-ZDTP-036)
收稿日期:2017-09-07;　**修订日期:**2018-01-26
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zsli_st@ rcees.ac.cn

sample was relatively wide (2—14 years), and the average age of sampled forb species was about seven years. The width of annual growth rings of forb species demonstrated a linearly decreasing trend with increasing age, and this is mainly ascribed to the gradual decline in soil water availability over time. With increasing age, the changing trends in xylem diameter could be roughly classified into three types: The xylem diameter of native forb species (*Potentilla* spp., *Oxytropis racemosa*, *Cynoglossum divaricatum*, etc) tended to increase monotonically over time, which indicated that an increase in water availability was associated with an increase in maximum xylem conductivity; by contrast, the xylem diameter of planted forb species (*Medicago sativa*, *Sophora flavescens*, and *Glycyrrhiza uralensis*) tended to decrease monotonically over time, which is evidence of hydraulic failure that corresponds with a loss of vascular transport capacity to the increasing demand for water resources; additionally, the xylem diameter of *Limonium bicolor* (distributed from the northwestern part of the Loess Plateau to semi-desert regions) increased at first and later decreased, resulting in a curvilinear growth trajectory over time, which indicated the tradeoff strategy between hydraulic conductance efficiency and safety for forbs under extremely dry conditions. Our results presented substantial evidence of the presence of growth rings in the secondary xylem of main roots in perennial forbs of the Loess Plateau, and analyzed the differentiated life history strategies of those species, and that has scientific value for soil moisture conservation and sustainable vegetation development in semi-arid regions.

Key Words: perennial forbs; anatomy of main roots; annual rings; life history strategy; the Loess Plateau

随着全球气候气候变化对自然生态系统和人类社会影响的不断加剧,区域尺度植被生长对气候变化和极端气候响应研究越来越受到人们的关注[1-2];树木年轮材料以其分布范围广泛、定年准确、环境指示信号明确等优势成为获取植被生长对气候变化响应的首选材料之一[3-4]。基于树木年轮材料,从区域尺度气候重建[5-7]、气候响应区域异质性特征[8]以及近代气候变暖导致干旱胁迫对森林生长的抑制性效应[9-10]等都进行了大量的研究。纵观基于年轮资料的植被生长对气候响应变化的研究主要还是基于木本(乔木和灌木)树种[8,11],而多年生草本物种的年轮资料较少受到人们的关注[12]。

现在越来越多的研究表明北半球温带、寒带地区以及地中海地区的多年生草本物种的根部次生解剖结构会像木本植物一样在生长季早期形成较大的导管组织,而在生长季节晚期形成较小的导管组织,从而形成可以识别的逐年年轮组织结构[13-14]。草本年轮材料的气候学和生态学价值也逐渐受到人们的关注,譬如 von Arx 等[15]利用多年生草本年轮资料探讨了美国西北部山区植物生活史策略随海拔梯度变化规律,并发现在高海拔地区植物趋向于采取更加保守的生活史策略;Dietz 和 von Arx[12]发现北美和欧洲地区 17 种多年生草本物种具有年轮结构并具有一致性的宽窄波动变化规律,并探讨了 1997/1998 厄尔尼诺事件导致不同区域多年生草本植物生长特征的趋同效益;Olano 等[16]分析了地中海地区一种多年生草本植物:蝇子草(*Silene ciliata*)年轮生长及解剖导管结构沿海拔梯度的变化规律及其对气候要素的响应特征;Liu[17]和 Zhang[18]对我国内蒙古草原地区多年生草本植物的年轮气候学价值进行了探讨,并发现该地区大多数多年生草本物种根部具有可识别的年轮解剖结构,不同物种间年轮逐年生长特征具有较好的一致性特征,并含有可靠的温度和降雨气候信号。森林覆盖面积仅占世界陆地面积的 20%,而非森林植被则占陆地面积的 56%,其中很大一部分是草原[19],所以开展草本年轮学研究可以大大拓展树木年轮学研究的空间范围,而对森林植被林下草本的年轮学研究也可以丰富森林生态系统对气候变化的响应特征[14]。

黄土高原是世界上最大的黄土沉积区,水土流失严重,是我国生态脆弱区和水土保持重点区域,也是全球变化响应的敏感区域[20-21]。为遏制黄土高原日益严重的土壤侵蚀和水土流失,自 1999 年以来国家在黄土高原地区大范围实施了退耕还林还草工程,使得黄土高原植被恢复情况大为改善[22]。目前在黄土高原地区开展的树木年轮学研究主要集中集中在气候响应和气候重建方向,主要研究区则集中在森林植被较好的自然保护区地区,譬如芦芽山[23-24]、六盘山[25]和崆峒山[26]等保护区,另外在黄土高原西北边缘荒漠草原过渡地区也有研究对当地植被的重要灌木物种(柠条锦鸡儿、红砂和柽柳等)的树木年轮气候学价值进行了探讨[27-29],然

而对黄土高原地区多年生草本植物的树木年轮学价值还未引起人们的关注。本文首次在黄土高原沿降雨梯度大范围获取多年生草根年轮样品,旨在阐明该地区多年生草根年轮的树木年轮学潜在价值,并为进一步研究该地区草原生态系统对气候变化的响应提供科学基础。

1　研究区自然概况

黄土高原是世界上最大的黄土沉积区,位于中国黄河中上游地区,包括太行山以西、青海省日月山以东,秦岭以北、长城以南广大地区,平均海拔在 1500—2000 m 间,面积约 62.14 万 km^2(图 1)[30]。区域气候为暖温带大陆性季风气候,从西北到东南依次为干旱、半干旱和半湿润气候。年均气温从西北区的 3.6℃上升到东南区的 14.3℃,降雨量 300—800 mm。植被依次为风沙草原、草原和森林草原[31]。土壤类型依次为风沙土、灰钙土、黄绵土、黑垆土和褐土。人类活动的加剧以及土地长期不合理的利用等原因,黄土高原的植被总体覆盖度较低,水土流失十分严重[32]。自植被建设和退耕还林(草)措施开展以来,植被覆盖率明显提高,使得黄土高原生态环境、黄河泥沙含量及断流等问题均有所好转[21]。

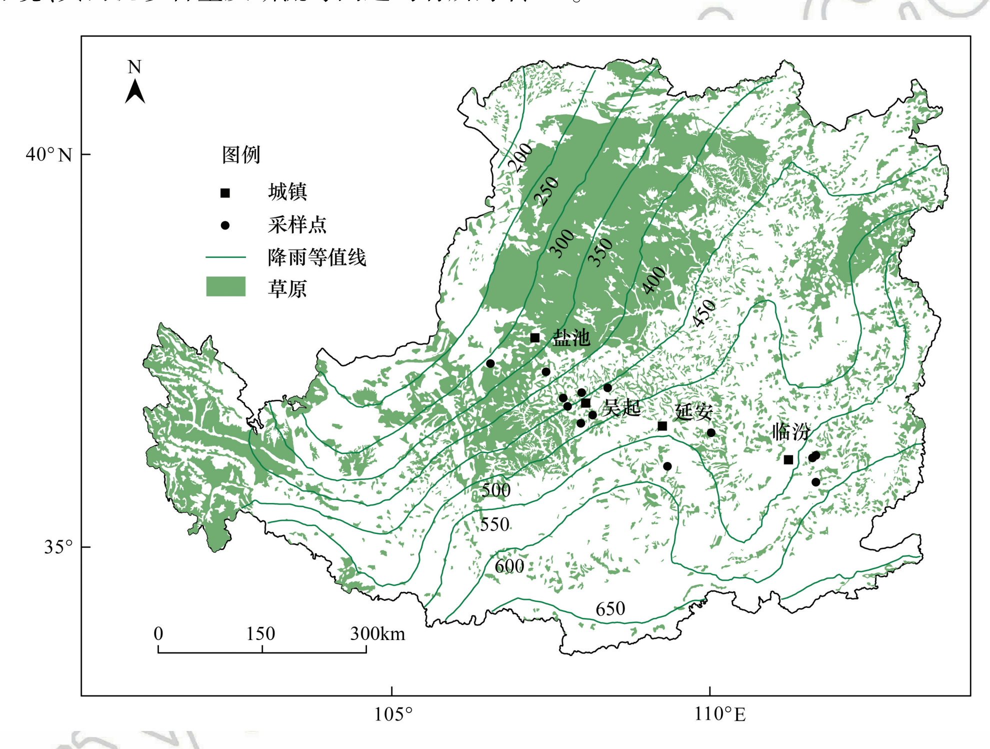


图 1　黄土高原多年生草根样品空间分布图

Fig.1　Locations of 13 study sites of perennial forbs species sampled across the Loess Plateau, China

2　材料和方法

2.1　样品采集

2014 年 9 月至 10 月,在黄土高原沿东西方向共设置 13 个多年生草本年轮样品采集点,降雨梯度约为 280 mm,从最西边的盐池惠安堡(300 mm)到最东边的翼城隆化镇(580 mm)(图 1,表 1)。在各样点选取具明显主根的多年生草本物种进行采集,单子叶草本根部呈纤维状而无木质化的主根而未考虑在内。用刀片截取草本主根以后,把样品放入体积 50 倍以上的 FAA(70%乙醇:甲醛:乙酸=9:0.5:0.5)固定液中固定[33],后放入便携式冰箱中保存。

2.2　样品处理

将采集的草根样品进行石蜡切片前处理,即脱水、透明、浸蜡和包埋操作。脱水是将草根样品从固定液中取出,放入不同浓度(70%、80%、85%、95%和 100%)的乙醇溶液中逐级进行脱水,透明是指用二甲苯作为媒

介将脱水后组织中的乙醇置换出来,浸蜡和包埋是指把透明处理后的样品放到石蜡溶液反复浸染并晾干的过程[34]。

表 1 黄土高原多年生草本年轮样点信息表

Table 1 Site characteristics of perennial forbs species sampled in the Loess Plateau, China

样点 Sites	经度 Longitude/E	纬度 Latitude/N	降雨量 Precipitation/mm	海拔 Altitude/m	物种 Species
隆化镇-翼城县	111°92′	35°76′	580	1023	PC
北韩乡-浮山县	111°89′	36°07′	570	752	MS
南垣乡-古县	111°95′	36°10′	565	1029	MS
赵家河乡-延长县	110°26′	36°47′	535	766	PD、LB、MS
李渠镇-延安市	109°52′	36°07′	530	1250	PD
芦子沟乡-志丹县	108°33′	36°76′	485	1239	PA
庙沟乡-吴起县	107°92′	36°88′	480	1378	PR
吴仓堡乡-吴起县	108°16′	37°05′	450	1439	MS、GU
白豹乡-吴起县	108°13′	36°66′	445	1372	MS、AM、BC、LD
铁边城镇-吴起县	107°85′	36°99′	440	1459	PR、PM、AM
白湾子乡-定边县	107°58′	37°33′	375	1623	PR、DR、ST
周河镇-靖边县	108°59′	37°10′	365	1463	PR、CD、AM、ST
惠安堡-盐池县	106°66′	37°45′	300	1371	PR、PH、SF、MS、LB

注:PD: 翻白草 *Potentilla discolor*; PA: 蕨麻 *Potentilla anserine*; PR: 直立委陵菜 *Potentilla recta*; PM: 多茎委陵菜 *Potentilla multicaulis*;PC: 委陵菜 *Potentilla chinensis*; SF: 苦参 *Sophora flavescens*; MS: 紫苜蓿 *Medicago sativa*; GU: 甘草 *Glycyrrhiza uralensis*; LD: 达乌里胡枝子 *Lespedeza davurica*; AM: 草木樨状黄耆 *Astragalus melilotoides*; OR: 砂珍棘豆 *Oxytropis racemosa*; PH: 骆驼蓬 *Peganum harmala*; LB: 二色补血草 *Limonium bicolor*; CD:大果琉璃草 *Cynoglossum divaricatum*; BC: 北柴胡 *Bupleurum chinense*; ST: 地构叶 *Speranskia tuberculata*

用轮转式切片机切出大约 10—15 μm 厚度的横切面腊带,后粘连到载破片上,再经过番红固绿染色,以区分木质部(红色)和非木质部(绿色)的结构[33]。封片后使用数码显微镜观察、拍照;可根据草根次生木质部中的早材(大细胞、大导管)和晚材(小细胞、小导管)清晰辨别出年轮的特征和模式[12]。一些生活史较长的物种,使用图像处理软件将解剖照片进行拼接后形成完整的年轮图像。

2.3 数据处理

通过 IMAGE TOOLS 软件对草根样品照片的年轮结构和最大导管直径进行逐年量测,每一个样品照片按 3 个不同射线方向测量,取平均数值序列作为该样品的最终年轮宽度序列[12]。如果一个样品不同方向上的年轮数量有所不同,则取样品年龄的最大值和最小值的平均值估测其年限[15,17]。

3 结果与分析

3.1 多年生草本年轮结构特征

在黄土高原共收集 13 个地点 16 个物种的多年生草本物种的年轮资料(表 2),分属 7 科 11 个属。其中物种数最多的是豆科,达 6 种,分别为紫苜蓿(*Medicago sativa*)、苦参(*Sophora flavescens*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、草木樨状黄耆(*Astragalus melilotoides*)和砂珍棘豆(*Oxytropis racemosa*);其次是蔷薇科,物种数为 5 种,均为委陵菜属植物,分别为直立委陵菜(*P. recta*)、多茎委陵菜(*P. multicaulis*)、委陵菜(*P. chinesis*)、翻白草(*P. discolor*)和蕨麻委陵菜(*P. anserina*);其他科均只有一个物种,分别为蒺藜科的骆驼蓬(*Peganum harmala*)、白花丹科的二色补血草(*Limonium bicolor*)、紫草科的大果琉璃草(*Cynoglossum divaricatum*)、伞形科的北柴胡(*Bupleurum chinense*)和大戟科的地构叶(*Speranskia tuberculata*)。

根据导管大小、导管密度和导管射线发散类型对草本物种年轮结构进行了识别,发现所采集 16 种多年生草本物种均具有年轮结构,其中 12 种具有清晰的年轮结构,其余 2 种具有可识别的年轮结构,仅有 2 种无明

显年轮结构(图 2 和图 3)。

表 2　黄土高原 16 种多年生草本物种的次生木质结构

Table 2　Site characteristics of perennial forbs species sampled in the Loess Plateau, China

科名 Family	物种 Species	采样数量 Numbers of Samples	年轮结构 Ring boundary	木质特征 Patterns
蔷薇科 Rosaceae	翻白草 *Potentilla discolor*	7	R	VB, VD
	蕨麻 *Potentilla anserina*	5	D	VB, VD
	直立委陵菜 *Potentilla recta*	21	D	VB, VD
	多茎委陵菜 *Potentilla multicaulis*	5	R	VB, VD
	委陵菜 *Potentilla chinensis*	5	R	VB, VD
豆科 Leguminosae	苦参 *Sophora flavescens*	4	D	VL
	紫苜蓿 *Medicago sativa*	23	D	VL
	甘草 *Glycyrrhiza uralensis*	4	D	VL
	达乌里胡枝子 *Lespedeza davurica*	3	Q	VD
	草木樨状黄耆 *Astragalus melilotoides*	10	D	VL
	砂珍棘豆 *Oxytropis racemosa*	3	R	VD, VL
蒺藜科 Zygophyllaceae	骆驼蓬 *Peganum harmala*	5	D	VB, VL
白花丹科 Plumbaginaceae	二色补血草 *Limonium bicolor*	6	R	VB, VL
紫草科 Boraginaceae	大果琉璃草 *Cynoglossum divaricatum*	3	R	VB, VL
伞形科 Umbelliferae	北柴胡 *Bupleurum chinense*	2	Q	VD, VL
大戟科 Euphorbiaceae	地构叶 *Speranskia tuberculata*	7	D	VB, VL

D:清晰 Distinct; R:可识别 Recognizable; Q:不可识别 Question; VB:导管射线发散类型 Zonal branching of vessel rays; VD:不同导管密度 Differential vessel density; VL:不同导管大小 Differential vessel lumina[13,35]

草本物种年龄频度呈现出偏正态分布特征,其中以中等偏小年龄(5—7 年)物种居多,而较小和较大年龄则相对较少。从草本物种年龄的箱线图特征来看,所采集草本物种的平均年龄约为 6—7 年左右,年龄最大的物种为紫苜蓿、委陵菜和草木樨状黄芪,个体年龄大多为 10—14 年;而年龄最小的物种为达乌里胡枝子和北柴胡,年龄仅为 2—4 年;而其他草本物种年龄则差异不大,多集中在 6—8 年(图 4)。

3.2　多年生草本年轮宽度随年龄变化趋势

通过草本年轮宽度随年龄的变化趋势特征来看(图 5),大多数物种的年轮宽度随年龄增加有不断下降的趋势,其中翻白草、直立委陵菜、骆驼蓬、大果琉璃草和二色补血草年轮宽度下降趋势最为明显,其次是委陵菜、多茎委陵菜、蕨麻委陵菜、紫苜蓿、苦参和草木樨状黄芪,甘草年轮宽度随年龄增加虽略有下降,但是基本上趋于平缓;但地构叶年轮宽度随年龄增加有不断上升趋势,表现出与其他物种不同的变化特征。

3.3　多年生草本导管大小随年龄变化趋势

草本导管大小随年龄的变化趋势来看(图 6),大多数物种的导管随年龄增加有不断上升的趋势,其中翻白草、直立委陵菜、蕨麻委陵菜、草木樨状黄芪、骆驼蓬、地构叶和大果琉璃草导管直径上升趋势最为明显,其次是委陵菜、多茎委陵菜和砂珍棘豆;也有部分物种导管直径随年龄增加有不断下降的趋势,其中甘草导管直径下降趋势最为明显,而紫苜蓿和苦参导管直径下降趋势较为平缓;二色补血草导管直径则呈现先上升后下降的趋势。

4　讨论

4.1　黄土高原草本生长的环境胁迫效益

本研究共在黄土高原采集了 16 种多年生草本物种根部年轮样品,其中 14 种具有清晰且可辨别的年轮结构(图 2,图 3),具有年轮结构的草本物种占总物种数量的 87.5%,明显高于欧洲中部地区(60%—75%)[13]和北美地区(66%)[12]多年生草本物种具有年轮结构的比例;基于本次调查数据,黄土高原多年生草本物种平均年龄为 6—7 年,这也明显高于北美地区(2—3 年)[12]和欧洲地区(3—5 年)[14]多年生草本物种的平均年龄。

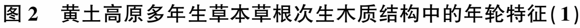


图 2 黄土高原多年生草本草根次生木质结构中的年轮特征(1)

Fig.2 Patterns of growth rings in the secondary root xylem for the perennial forbs species in the Loess Plateau(1)

a:翻白草 *Potentilla discolor*;b:达乌里胡枝子 *Lespedeza davurica*;c:委陵菜 *Potentilla chinensis*;d:紫苜蓿 *Medicago sativa*;e:苦参 *Sophora flavescens*;f:直立委陵菜 *Potentilla recta*;g:草木樨状黄芪 *Astragalus melilotoides*;h:骆驼蓬 *Peganum harmala*. 图中比例尺单位为 500μm

相比欧洲和北美地区,黄土高原地区多年生草本物种具有较高的年轮结构比例和较大的年龄,这主要是因为黄土高原多年生草本面临更加胁迫的生长条件导致的。黄土高原地处干旱半干旱气候带,降雨短缺,水分状况是控制植被生长的重要影响要素,有研究表明干旱胁迫(PDSI 干旱指数)可以解释黄土高原植被净初级生



图 3　黄土高原多年生草本草根次生木质结构中的年轮特征(2)

Fig.3　Patterns of growth rings in the secondary root xylem for the perennial forbs species in the Loess Plateau(2)

a:地构叶 *Speranskia tuberculata*; b:北柴胡 *Bupleurum chinense*; c:多茎委陵菜 *Potentilla multicaulis*; d:二色补血草 *Limonium bicolor*; e:蕨麻 *Potentilla anserine*; f:大果琉璃草 *Cynoglossum divaricatum*; g:甘草 *Glycyrrhiza uralensis*; h:砂珍棘豆 *Oxytropis racemosa*. 图中比例尺单位为 500μm

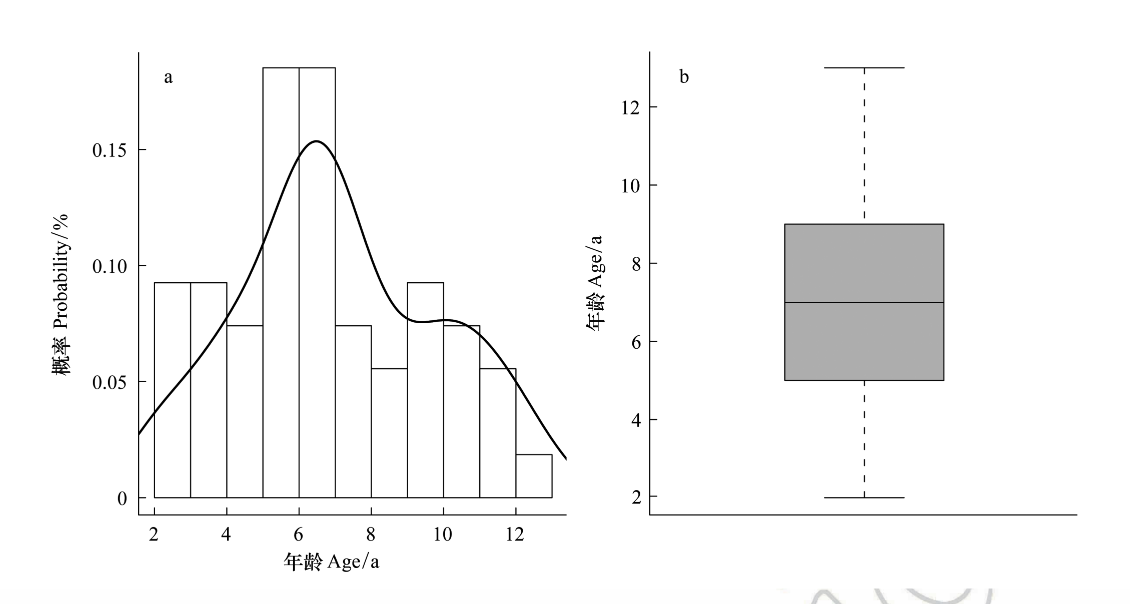


图 4 黄土高原多年生草本物种年龄结构特征

Fig.4 The age structure for the perennial forbs species in the Loess Plateau

(a)年龄频度分布图,图中曲线为密度分布曲线(b)年龄箱线图

产力的 40%[35];另外,黄土高原由于长期的人为干扰破坏和近代暖干化气候趋势的发展[36-37],使得黄土土层中的土壤水分含量明显下降和土壤干旱化现象愈加明显[32,38],干旱胁迫对植被生长的影响程度正不断加剧。黄土高原土质疏松,水土流失问题严重,水土流失带走了表层肥沃土壤,造成土壤贫瘠和土地生产力低下,黄土高原土壤表层(0—20 cm)的有机碳平均密度为 10.34 g/kg[39],仅是全国平均水平(30.22 g/kg)[40]的三分之一左右。一般认为植物在生存胁迫环境下易形成年轮结构并具有较大的年龄[41-42],黄土高原地区多年生草本面临比较严重的水分和养分胁迫条件,因而与其他地区相比具有较高比例的年轮结构和较大的平均年龄。

4.2 黄土高原草本生长速率随年龄变化趋势

黄土高原绝大多数草本物种的年轮宽度随年龄增加有下降趋势(图 5),在生活史早期草本物种生长速率较快可以最大化利用土壤水分和养分,以便快速发育和定居,有利于草本物种在干旱胁迫环境下生存和发育[43];另外生长早期较为发达的根部结构也可以使得植物储存更多的养分和能量,提高对生存胁迫环境的抵抗性[15]。草本物种在生活史后期生长速率明显减小,这是因为随着草本年龄增加,其外部生存环境条件趋于恶化导致的,草本植物在生活史前期消耗较多的资源,直接导致土壤水分和养分不足,影响植物后期生长;植物生长后期的种间和种内的相互竞争压力逐渐增强,导致土壤水分和养分含量下降,也引起生长速率不断下降[12,15];另外,草本植物在其生活史后期会把更多的资源投入到生殖生长中,而明显减少营养生长的资源投入,这也是其生长后期生长速率下降的重要原因[34]。

已有大量研究表明黄土高原区域尺度气候正向暖干化趋势发展[37,44],基于黄土高原地区 52 个气象国家标准台站年度气象数据(图 7),也表明该地区气候特征在 1990 年前后出现明显转型特征,在 1990 年之前,温度和降雨波动平稳,气候较为稳定;而在 1990 年以后,温度出现急剧上升,而降雨则趋于下降趋势,气候暖干化现象明显。本研究采集的多年生草本年轮数据大多集中在 2000—2013 年,此时间段黄土高原气候特征正朝着暖干化方向发展,暖干化气候的发展导致水分胁迫限制草本生长程度趋于加强,本研究中草本年轮宽度随年龄出现不断递减的规律,应与该地区暖干化气候不断加剧有一定的关系。

4.3 黄土高原草本导水效率随年龄变化趋势

一般认为植物的导管直径越大,其运输水分的能力就越强、导水速率就越高,有关木质部结构与导水率方面的研究结果也证实,植物木质部最大导水率与木质部导管直径存在较密切的联系[43]。黄土高原多年生草

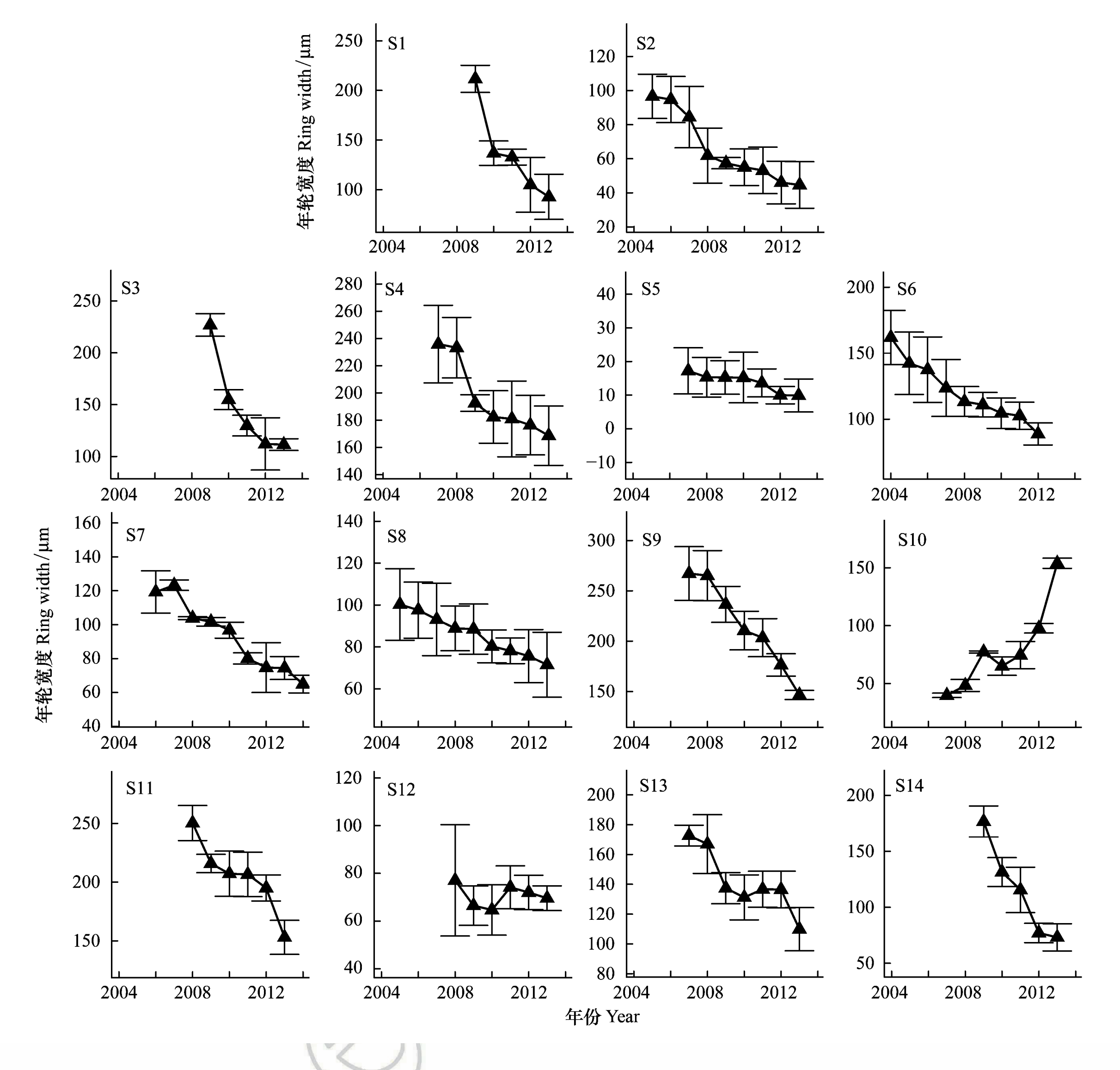


图 5　黄土高原多年生草本草根年轮宽度随年龄的变化趋势

Fig.5　The changing trend of growth rings with age for the perennial forbs species in the Loess Plateau

S1:翻白草 *Potentilla discolor*; S2:委陵菜 *Potentilla chinensis*; S3:直立委陵菜 *Potentilla recta*; S4:多茎委陵菜 *Potentilla multicaulis*; S5:蕨麻 *Potentilla anserina*,; S6:紫苜蓿 Medicago sativa; S7:苦参 *Sophora flavescens*; S8:草木樨状黄芪 *Astragalus melilotoides*; S9:骆驼蓬 *Peganum harmala*; S10:地构叶 *Speranskia tuberculata*; S11:大果琉璃草 *Cynoglossum divaricatum*; S12:甘草 *Glycyrrhiza uralensis*; S13:砂珍棘豆 *Oxytropis racemosa*; S14:二色补血草 *Limonium bicolor*

本根部导管直径随年龄变化趋势主要有 3 种类型,其中最重要的一种类型是导管直径随年龄不断增大的趋势(图 6),这主要发生在自然草本物种中,譬如委陵菜属多个物种、地构叶、砂珍棘豆、大果琉璃草等。黄土高原自然草本物种导管随年龄不断变大,证明这些物种随着年龄增长能通过增加导管大小来调整生活史策略,提高对水分输导效率并满足植株随年龄增长不断增加的水分需求[45-46],植物生长可以持续。

第二种类型是导管直径随年龄增加大致有不断变小的趋势,主要发现在黄土高原人工草本物种中,譬如紫苜蓿、苦参和甘草。人工种植草本导管直径随年龄增加不断减小,证明水分输导效率随年龄增加呈下降状态,植株的输水能力不能满足随年龄增长的水分需求,因而生长逐渐趋于衰退状态。这主要是因为黄土高原人工种植草本物种多是多年生深根系植物,对土壤水消耗强烈,土壤干化现象普遍发生[47-48],导致其生长逐渐趋缓和生产力持续下降,最终出现明显的生长退化现象[49-50]。已有研究表明黄土高原的苜蓿草地种植 3 年,1—2 m 土层开始出现干层,土壤干旱化程度随其生长年限的延长逐年加深,苜蓿草地生长 6—8 年后开始

图 6 黄土高原多年生草本草根导管大小随年龄的变化趋势

Fig.6 The changing trend of vessel size with age for the perennial forbs species in the Loess Plateau

S1 至 S14 代表含义同图 3

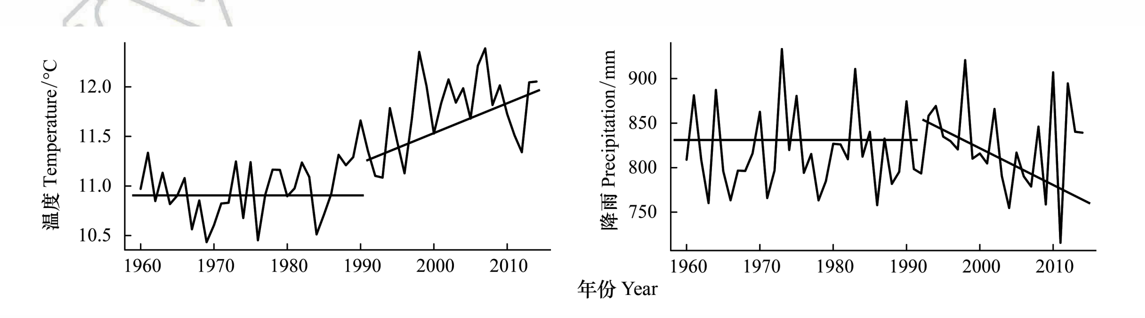


图 7 黄土高原过去数十年气候(温度和降雨)变化特征

Fig.7 The changing trend of climate conditions (temperature and precipitation) **of the Loess Plateau during the past decades**

出现明显的生长衰败[51-53]。本研究也表明紫苜蓿导管直径在生活史前期波动平缓,从第 6 年开始导管直径出现明显的下降趋势(图 6:S6),表明其输水能力明显减弱,生长出现衰退,这与上述研究是相一致的。

第三种类型是导管直径随年龄先增加后减小的趋势,仅存在于分布于黄土高原北缘至半荒漠地带的二色补血草中,生活史早期具有较大的导管,可以提高吸收水分和养分能力,以提高导水效率促进高效的次生生长;二色补血草在生活史后期导管直径有趋于减少,导水效率趋于下降,这可能其在输水效率和输水安全之间的权衡的结果[54]。二色补血草主要分布于黄土高原北缘至半荒漠区,气候极端干旱,土壤以沙质土为主,土壤持水能力较差,其在生活史后期导管变小虽然导致输水效率有所下降,但是有利于避免较大导管容易发生的气穴栓塞现象,使得维管系统的水力输导功能更加安全[55-56]。已有研究表明,当外界环境处于胁迫条件下,植物趋向于发展较为低效但是安全的导水系统[57-58],并具有较高的根长/叶面积比值,在根系发育上投入更多的资源和养分,而叶分配的生物量减少,这种植物形态调节补偿了导水系统导水效率降低,平衡了植物吸收水分和消耗水分的平衡[59-60]。

4.4　与内蒙古草本年轮研究比较分析

基于内蒙古多伦草原地区多年生草本年轮材料,Liu 和 Zhang 分析当地 13 种多年生草本年轮结构特征,并发现其中 2/3 的物种具有清晰可见的年轮结构[17];而黄土高原多年生草本物种 87.5%的种类根部具有年轮结构,这是要高于内蒙古多伦地区的,这主要是因为黄土高原多年生草本面临更加胁迫的生长条件导致的[20,36,38]。Liu 和 Zhang 还发现内蒙古多伦地区多年生草本:蕨麻(*Potentilla anserina*)、达乌里芯芭(*Cymbaria dahurica*)和兴安胡枝子(*Lespedeza daurica*)年轮宽度均随年龄的增长呈不断上升的趋势,这主要是由于该地区近代暖湿化气候所导致的[18]。与之不同的是,本研究发现黄土高原大多数多年生草本物种年轮宽度随年龄增长大致有不断下降趋势,这是与该地区干旱半干旱气候特征导致的;人工草本物种导管直径随年龄增加具有不断减小的趋势,这也是水分胁迫强度随年龄不断加剧的体现。另外,黄土高原地区近代不断发展的暖干化气候也是该地区多年生草本物种生长速率出现不断的下降的重要原因[37,44]。

5　结论

本研究在黄土高原采集并分析了 16 种多年生草本物种根部年轮材料,发现其中大多数(14 种)具有清晰可辨的年轮结构,草本平均年龄较大(约为 7 年),表明草本年轮学在黄土高原具有较大的生态学和气候学价值。该地区草本生长速率(年轮宽度)随年龄增加有不断下降的趋势,这主要是植物在生长后期水分胁迫增强和投入生殖生长资源较多导致的。黄土高原草本输水能力(导管大小)随年龄增加有三种变化类型,自然草本物种(委陵菜、地构叶、砂珍棘豆、大果琉璃草等)导水能力随年龄有不断上升趋势,植物随年龄不断增加的水分需求能够得到满足,生长可以持续;人工草本物种(紫苜蓿、苦参和甘草)的导水能力随年龄不断下降,植物随年龄不断增加的水分需求得不到满足,生长趋于衰退;二色补血草导水能力则随年龄则表现出先上升后下降的趋势,二色补血草分布于黄土高原北缘至半荒漠地区的,植物生长后期面临更加严酷的水分胁迫,导管变小虽然导水能力有所下降,但是有效降低了导管发生气穴而导致栓塞的风险,体现出在输水效率和安全的权衡策略。本研究初步分析了黄土高原多年生草本物种的年轮生长特征及其在干旱生境条件下的生活史策略,能为该地区草地植被生态恢复建设提供科学依据。

致谢:山西师范大学张钦弟老师对野外调查取样和物种鉴定给予支持, 中国科学院生态环境研究中心吕一河老师和冯晓明老师在数据分析方法和科学问题凝练方面给予建议,特此致谢。

参考文献(References):

[1]　Nemani R R, Keeling C D, Hashimoto H, Jolly W M, Piper S C, Tucker C J, Myneni R B, Running S W. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. Science, 2003, 300(5625): 1560-1563.

[2]　Piao S L, Nan H J, Huntingford C, Ciais P, Friedlingstein P, Sitch S, Peng S S, Ahlström A, Canadell J G, Cong N, Levis S, Levy P E, Liu L L, Lomas M R, Mao J F, Myneni R B, Peylin P, Poulter B, Shi X Y, Yin G D, Viovy N, Wang T, Wang X H, Zaehle S, Zeng N, Zeng Z Z, Chen A P. Evidence for a weakening relationship between interannual temperature variability and northern vegetation activity. Nature Communications, 2014, 5: 5018.

[3] Cook E R, Buckley B M, D'Arrigo R D, Peterson M J. Warm-season temperatures since 1600 BC reconstructed from Tasmanian tree rings and their relationship to large-scale sea surface temperature anomalies. Climate Dynamics, 2000, 16(2/3): 79-91.
[4] Esper J, Cook E R, Schweingruber F H. Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. Science, 2002, 295(5563): 2250-2253.
[5] Yang B, Qin C, Wang J L, He M H, Melvin T M, Osborn T J, Briffa K R. A 3,500-year tree-ring record of annual precipitation on the northeastern Tibetan Plateau. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(8): 2903-2908.
[6] Büntgen U, Trnka M, Krusic P J, Kyncl T, Kyncl J, Luterbacher J, Zorita E, Ljungqvist F C, Auer I, Konter O, Schneider L, Tegel W, Štěpánek P, Brönnimann S, Hellmann L, Nievergelt D, Esper J. Tree-ring amplification of the early nineteenth-century summer cooling in central Europe. Journal of Climate, 2015, 28(13): 5272-5288.
[7] Wilson R, Anchukaitis K, Briffa K R, Büntgen U, Cook E, D'Arrigo R, Davi N, Esper J, Frank D, Gunnarson B, Hegerl G, Helama S, Klesse S, Krusic P J, Linderholm H W, Myglan V, Osborn T J, Rydval M, Schneider L, Schurer A, Wiles G, Zhang P, Zorita E. Last millennium northern hemisphere summer temperatures from tree rings: Part I: the long term context. Quaternary Science Reviews, 2016, 134: 1-18.
[8] George S S. An overview of tree-ring width records across the Northern Hemisphere. Quaternary Science Reviews, 2014, 95: 132-150.
[9] Williams A P, Allen C D, Macalady A K, Griffin D, Woodhouse C A, Meko D M, Swetnam T W, Rauscher S A, Seager R, Grissino-Mayer H D, Dean J S, Cook E R, Gangodagamage C, Cai M, McDowell N G. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. Nature Climate Change, 2013, 3(3): 292-297.
[10] Anderegg W R L, Klein T, Bartlett M, Sack L, Pellegrini A F A, Choat B, Jansen S. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(18): 5024-5029.
[11] Myers-Smith I H, Elmendorf S C, Beck P S A, Wilmking M, Hallinger M, Blok D, Tape K D, Rayback S A, Macias-Fauria M, Forbes B C, Speed J D M, Boulanger-Lapointe N, Rixen C, Lévesque E, Schmidt N M, Baittinger C, Trant A J, Hermanutz L, Collier L S, Dawes M A, Lantz T C, Weijers S, Jørgensen R H, Buchwal A, Buras A, Naito A T, Ravolainen V, Schaepman-Strub G, Wheeler J A, Wipf S, Guay K C, Hik D S, Vellend M. Climate sensitivity of shrub growth across the tundra biome. Nature Climate Change, 2015, 5(9): 887-891.
[12] Dietz H, von Arx G. Climatic fluctuation causes large-scale synchronous variation in radial root increments of perennial forbs. Ecology, 2005, 86(2): 327-333.
[13] Dietz H, Ullmann I. Age-determination of dicotyledonous herbaceous perennials by means of annual rings: exception or rule? Annals of Botany, 1997, 80(3): 377-379.
[14] Büntgen U, Psomas A, Schweingruber F H. Introducing wood anatomical and dendrochronological aspects of herbaceous plants: applications of the xylem database to vegetation science. Journal of Vegetation Science, 2014, 25(4): 967-977.
[15] von Arx G, Edwards P J, Dietz H. Evidence for life history changes in high-altitude populations of three perennial forbs. Ecology, 2006, 87(3): 665-674.
[16] Olano J M, Almería I, Eugenio M, von Arx G. Under pressure: how a Mediterranean high-mountain forb coordinates growth and hydraulic xylem anatomy in response to temperature and water constraints. Functional Ecology, 2013, 27(6): 1295-1303.
[17] Liu Y B, Zhang Q B. Growth rings of roots in perennial forbs in Duolun grassland, Inner Mongolia, China. Journal of Integrative Plant Biology, 2007, 49(2): 144-149.
[18] Liu Y B, Zhang Q B. Effect of climate on the growth of annual rings in the main roots of perennial forbs in an Inner Mongolian semi-arid grassland, China. Journal of Vegetation Science, 2010, 21(5): 899-907.
[19] Friedl M A, Sulla-Menashe D, Tan B, Schneider A, Ramankutty N, Sibley A, Huang X M. MODIS Collection 5 global land cover: algorithm refinements and characterization of new datasets. Remote Sensing of Environment, 2010, 114(1): 168-182.
[20] 邵明安, 郭忠升, 夏永秋, 王延平. 黄土高原土壤水分植被承载力研究. 北京: 科学出版社, 2010.
[21] Wang S A, Fu B J, Piao S L, Lü Y H, Ciais P, Feng X M, Wang Y F. Reduced sediment transport in the Yellow River due to anthropogenic changes. Nature Geoscience, 2016, 9(1): 38-41.
[22] 傅伯杰, 陈利顶, 马克明. 黄土丘陵区小流域土地利用变化对生态环境的影响——以延安市羊圈沟流域为例. 地理学报, 1999, 54(3): 241-246.
[23] 易亮, 刘禹, 宋惠明, 李强, 蔡秋芳, 杨银科, 孙军艳. 山西芦芽山地区树木年轮记录的1676 AD以来5~7月温度变化. 冰川冻土, 2006, 28(3): 330-336.
[24] 张文涛, 江源, 王明昌. 芦芽山阳坡不同海拔华北落叶松径向生长对气候变化的响应. 生态学报, 2015, 35(19): 6481-6488.
[25] 王梦麦, 戴君虎, 白洁, 崔海亭. 利用树木年轮重建六盘山地区1900年以来的干湿变化. 古地理学报, 2009, 11(3): 355-360.
[26] Fang K Y, Gou X H, Chen F H, Liu C Z, Davi N, Li J B, Zhao Z Q, Li Y J. Tree-ring based reconstruction of drought variability (1615-2009) in the Kongtong Mountain area, northern China. Global and Planetary Change, 2012, 80-81: 190-197.
[27] 肖生春, 肖洪浪, 司建华, 刘发民. 干旱区多枝柽柳的生长特性. 西北植物学, 2005, 25(5): 1012-1016.
[28] 肖生春, 肖洪浪, 宋耀选, 段争虎, 陆明峰. 荒漠植被红砂(*Reaumurta soongorica*)水热响应的年轮学研究. 中国沙漠, 2006, 26(4): 548-552.
[29] Xiao S C, Xiao H L, Peng X M, Wang W P, Chen X H, Tian Q Y. Dendroecological assessment of Korshinsk peashrub (*Caragana korshinskii*

Kom.) from the perspective of interactions among growth, climate, and topography in the western Loess Plateau, China. Dendrochronologia, 2015, 33: 61-68.

[30] 易浪, 任志远, 张翀, 刘雯. 黄土高原植被覆盖变化与气候和人类活动的关系. 资源科学, 2014, 36(1): 166-174.

[31] 谢宝妮, 秦占飞, 王洋, 常庆瑞. 黄土高原植被净初级生产力时空变化及其影响因素. 农业工程学报, 2014, 30(11): 244-253.

[32] 王云强. 黄土高原地区土壤干层的空间分布与影响因素[D]. 杨凌: 中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心), 2010.

[33] 张军周, 勾晓华, 赵志千, 刘文火, 张芬, 曹宗英, 周非飞. 树轮生态学研究中微树芯石蜡切片制作的方法探讨. 植物生态学报, 2013, 37(10): 972-977.

[34] 王章勇, 杨保, 秦春, 史锋. 树木径向生长机制监测和模拟研究进展. 中国沙漠, 2013, 31(3): 780-787.

[35] Wang Y Q, Shao M A, Shao H B. A preliminary investigation of the dynamic characteristics of dried soil layers on the Loess Plateau of China. Journal of Hydrology, 2010, 381(1/2): 9-17.

[36] 史念海. 黄土高原历史地理研究. 郑州: 黄河水利出版社, 2002.

[37] Sun Q H, Miao C Y, Duan Q Y, Wang Y F. Temperature and precipitation changes over the Loess Plateau between 1961 and 2011, based on high-density gauge observations. Global and Planetary Change, 2015, 132: 1-10.

[38] 邵明安, 贾小旭, 王云强, 朱元骏. 黄土高原土壤干层研究进展与展望. 地球科学进展, 2016, 31(1): 14-22.

[39] Liu Z P, Shao M A, Wang Y Q. Large-scale spatial variability and distribution of soil organic carbon across the entire Loess Plateau, China. Soil Research, 2012, 50(2): 114-124.

[40] 李启权, 岳天祥, 范泽孟, 杜正平. 中国表层土壤有机质空间分布模拟分析方法研究. 自然资源学报, 2010, 25(8): 1385-1399.

[41] Schulman E. Longevity under adversity in conifers. Science, 1954, 119(3091): 396-399.

[42] Shao X, Xu Y, Yin Z Y, Liang E, Zhu H, Wang S. Climatic implications of a 3585-year tree-ring width chronology from the northeastern Qinghai-Tibetan Plateau. Quaternary Science Reviews, 2010, 29(17/18): 2111-2122.

[43] Vander Willigen C, Sherwin H W, Pammenter N W. Xylem hydraulic characteristics of subtropical trees from contrasting habitats grown under identical environmental conditions. New Phytologist, 2000, 145(1): 51-59.

[44] Liu Z P, Wang Y Q, Shao M G, Jia X X, Li X L. Spatiotemporal analysis of multiscalar drought characteristics across the Loess Plateau of China. Journal of Hydrology, 2016, 534: 281-299.

[45] Ewers F W, Fisher J B, Chiu S T. Water transport in the liana *Bauhinia fassoglensis* (fabaceae). Plant Physiology, 1989, 91(4): 1625-1631.

[46] Kröber W, Zhang S R, Ehmig M, Bruelheide H. Linking xylem hydraulic conductivity and vulnerability to the leaf economics spectrum-a cross-species study of 39 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species. PLoS One, 2014, 9(11): e109211.

[47] 张少华. 陇东黄土高原干旱草地利用方向和途径的探讨. 草业科学, 1997, 14(5): 4-7.

[48] 李军, 陈兵, 李小芳, 程积民, 郝明德. 黄土高原不同干旱类型区苜蓿草地深层土壤干燥化效应. 生态学报, 2007, 27(1): 75-89.

[49] 吴旭东, 张晓娟, 谢应忠, 徐坤, 杨菁. 不同种植年限紫花苜蓿人工草地土壤有机碳及土壤酶活性垂直分布特征. 草业学报, 2013, 22(1): 245-251.

[50] Jia X X, Shao M A, Zhu Y J, Luo Y. Soil moisture decline due to afforestation across the Loess Plateau, China. Journal of Hydrology, 2017, 546: 113-122.

[51] 李玉山. 苜蓿生产力动态及其水分生态环境效应. 土壤学报, 2002, 39(3): 404-411.

[52] 张春霞, 郝明德, 魏孝荣, 王旭刚. 黄土高原沟壑区苜蓿地土壤水分剖面特征研究. 植物营养与肥料学报, 2004, 10(6): 604-607.

[53] 罗珠珠, 牛伊宁, 李玲玲, 蔡立群, 张仁陟, 谢军红. 陇中黄土高原不同种植年限苜蓿草地土壤水分及产量响应. 草业学报, 2015, 24(1): 31-38.

[54] Christensen-Dalsgaard K K, Fournier M, Ennos A R, Barfod A S. Changes in vessel anatomy in response to mechanical loading in six species of tropical trees. New Phytologist, 2007, 176(3): 610-622.

[55] Sperry J S, Hacke U G, Pittermann J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. American Journal of Botany, 2006, 93(10): 1490-1500.

[56] Pittermann J, Limm E, Rico C, Christman M A. Structure-function constraints of tracheid-based xylem: a comparison of conifers and ferns. New Phytologist, 2011, 192(2): 449-461.

[57] Tyree M T, Cochard H, Cruiziat P. The water-filled versus air-filled status of vessels cut open in air: the 'Scholander assumption' revisited. Plant, Cell and Environment, 2003, 26(4): 613-621.

[58] Sperry J S, Hacke U G, Wheeler J K. Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. Plant, Cell and Environment, 2005, 28(4): 456-465.

[59] Holste E K, Jerke M J, Matzner S L. Long-term acclimatization of hydraulic properties, xylem conduit size, wall strength and cavitation resistance in *Phaseolus vulgaris* in response to different environmental effects. Plant, Cell and Environment, 2006, 29(5): 836-843.

[60] 谢江波, 钟文昭, 王忠媛, 徐贵青, 王玉刚, 李彦. 木质部导水系统效率-安全权衡主导生物量分配——棉花对土壤质地的适应. 生态学杂志, 2013, 32(10): 2598-2605.